

# SUSCETIBILIDADE DOS ESTÁGIOS ONTOGENÉTICOS: PADRÃO OSMORREGULATÓRIO EM CAMARÕES PENEÍDEOS E PALEMONÍDEOS

Fabício Martins Dutra<sup>1</sup>  
Sandra Carla Forneck<sup>2</sup>  
Eduardo Luis Cupertino Ballester<sup>3</sup>

DUTRA, F. M.; FORNECK S. C.; BALLESTER, E. L. C. Suscetibilidade dos estágios ontogenéticos: padrão osmorregulatório em camarões peneídeos e palemonídeos. *Arq. Ciênc. Vet. Zool. UNIPAR*, Umuarama, v. 17, n. 3, p. 209-215, jul./set. 2014.

**RESUMO:** A invasão da água doce por crustáceos ocorreu repetidamente ao longo dos anos, pressionando um ajuste em seus processos fisiológicos. A habilidade de sobreviver aos diferentes ambientes foi encontrada em traços osmorregulatórios, e estão relacionadas à capacidade de regular o fluido extracelular. Portanto, o objetivo deste manuscrito é explorar os processos osmorregulatórios de camarões palemonídeos e peneídeos, visualizando um padrão na capacidade osmorregulatória em ambas as famílias e, em particular, tratar de assuntos pertinentes aos efeitos no ciclo ontogenético e o efeito ocasionado pelo nitrito na hemolinfa de crustáceos. Comparando palemonídeos e peneídeos, percebe-se que o sucesso da conquista do ambiente dulcícola, e a não necessidade de hiporregulação, levou à perda dessa capacidade na maioria dos palemonídeos. Dessa forma, se supõem um ancestral com capacidade hiporregulatória, uma vez que invertebrados marinhos são, parcimoniosamente, osmoconformadores. Compara-se também que o nitrito apresenta efeito nas proteínas presentes na hemolinfa dos crustáceos quando submetidos à exposição natural ou induzida deste composto, e que a capacidade osmorregulatória é, portanto, variada de acordo com seus estágios.

**PALAVRAS-CHAVE:** Crustáceos. Decápodes. Fisiologia. Ontogenia. Toxicologia.

## SUSCEPTIBILITY OF ONTOGENETIC STAGES: OSMOREGULATORY STANDARD IN PENAEID AND PALAEMONID SHRIMPS

**ABSTRACT:** The invasion of freshwater by crustaceans has occurred repeatedly over the years, pressing for an adjustment in their physiological processes. The ability to survive in different environments was found in osmoregulatory traits and is related to the ability to regulate the extracellular fluid. Therefore, the purpose of this manuscript is to explore the osmoregulatory processes in palaemonid and penaeid shrimps, which display a pattern of osmoregulatory capacity in both families and, in particular, to deal with matters related to the effects on ontogenetic cycle and the effect raised by nitrite in crustacean hemolymph. By comparing palaemonid and penaeid shrimps, it is possible to note the success of conquering freshwater environment, and not the need for hypo-regulation, has led to the loss of this capability in most palaemonids. Thus, it is assumed that they share an ancestor with hypo-regulatory capacity, since marine invertebrates are sparsely osmoconformers. The article also compares that nitrite has effect on proteins present in the hemolymph of crustaceans when subjected to natural or induced exposure to these compound, and osmoregulatory capacity is therefore varied according to their stages.

**KEYWORDS:** Crustaceans. Decapods. Physiology. Ontogeny. Toxicology.

## SUSCEPTIBILIDAD DE ETAPAS ONTOGENÉTICAS: ESTÁNDAR OSMORREGULATORIO EN CAMARONES PENEÍDEOS Y PALEMONÍDEOS

**RESUMEN:** La invasión del agua dulce por crustáceos ocurre repetidamente a lo largo de los años, pulsando un ajuste en sus procesos fisiológicos. La capacidad de sobrevivir en diferentes ambientes se ha encontrado en rasgos osmorregulatorios y están relacionados a la capacidad de regular el fluido extracelular. Por lo tanto, el objetivo de este manuscrito es el de explorar los procesos osmorregulatorios de camarones palemonídeos y peneídeos, se muestra un estándar en la capacidad osmorregulatoria en ambas las familias y, en especial, trata de cuestiones relativas a los efectos sobre los ciclo ontogenético y el efecto causado por nitrito en la hemolinfa de crustáceos. Comparando palemonídeos y peneídeos, se da cuenta de que el éxito de la conquista del ambiente dulcícola, y sin necesidad de hipo regulación, condujo a la pérdida de esa capacidad en la mayoría de los palemonídeos. Así, se supone un ancestral con capacidad hipo regulatoria, una vez que los invertebrados marinos son, parsimoniosamente, osmoconformadores. Se compara también que el nitrito presenta efectos en las proteínas presentes en la hemolinfa de los crustáceos cuando sometidos a la exposición natural o inducida por este compuesto, y que la capacidad osmorregulatoria es, por lo tanto, variada de acuerdo con sus etapas.

**PALABRAS CLAVE:** Crustáceos. Decápodo. Fisiología. Ontogenia. Toxicología.

DOI: <https://doi.org/10.25110/arqvet.v17i3.2014.4946>

<sup>1</sup>Doutorando em Zoologia, Programa de Pós Graduação em Zoologia, Universidade Federal do Paraná. [fabicio.m.dutra@gmail.com](mailto:fabicio.m.dutra@gmail.com). Universidade Federal do Paraná, Setor Palotina, Bloco Seminário, Sala de Pós-Graduação, Rua Pioneiro, 2153, Jardim Dallas, 85950-000, Palotina, Paraná. +55(44) 3211-1339.

<sup>2</sup>Doutoranda em Ecologia e Conservação, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação. Universidade Federal do Paraná.

<sup>3</sup>Professor Dr. Adjunto e coordenador do Programa de Pós Graduação em Aquicultura e Desenvolvimento Sustentável, Universidade Federal do Paraná, Setor Palotina. Universidade Federal do Paraná, Setor Palotina, Bloco Seminário, Sala de Pós-Graduação, Rua Pioneiro, 2153, Jardim Dallas, 85950-000, Palotina, Paraná. +55(44) 3211-1339.

## Introdução

Os camarões da família Penaeidae, pertencentes à ordem Decapoda, são distribuídos por todos os continentes (LOPES et al., 2010), habitando estuários quando juvenis e ambientes marinhos quando adultos (BAUER, 2004). A família Palaemonidae, também pertencente à ordem Decapoda, distribui-se por todos os continentes, em regiões tropicais e temperadas, habitam água doce ou salobra (HOLTHUIS, 1980), são popularmente conhecidos como pitus ou camarões de água doce e vivem junto a pedras e a vegetação aquática (SOUSA et al., 2014).

Essas duas famílias apresentam importância comercial por ser um produto nobre e de alto valor, com centenas de toneladas de camarões sendo exportadas por ano (PÉREZ-RAMÍREZ; LLUCH-COTA, 2010), tornando esse recurso, em termos de valor, a mais importante *commodity* pesqueira comercializada internacionalmente, com o mercado concentrado nos Estados Unidos, Japão e Europa (FAO, 2009). Além disso, apresentam fundamental importância ecológica por constituírem itens alimentares importantes para várias espécies da fauna aquática, contribuindo para o equilíbrio trófico desse ambiente (COSTA, 2002).

Os crustáceos apresentaram capacidade de sair do mar para colonizar ambientes dulcícolas. Esta característica, por meio de pressão seletiva solicitou a estes animais um ajuste nos seus processos fisiológicos, destacando-se o aumento na absorção de íons, diminuição da permeabilidade de íons pelo exoesqueleto, aumento da produção de metabólitos como urina e diminuição nos níveis de pequenas moléculas orgânicas que atuam como osmólitos no controle de volume celular (PÉQUEUX, 1995).

As fases ontogenéticas dos animais aquáticos, susceptíveis a variações ambientais e muitas vezes à pressão de seleção natural, refletem na diferença de cada espécie quanto ao estilo de vida e estratégia reprodutiva (INMAN; LOCKWOOD, 1977). Isto fica mais evidente quando pensamos na estratégia reprodutiva. Alguns crustáceos passam certa parte de seu ciclo de vida migrando entre águas com diferentes salinidades, expondo seus sucessivos estágios ontogenéticos aos diferentes regimes nas variáveis físicas e químicas presentes no ambiente, necessitando de maior eficiência no processo osmorregulatório a certos tempos de exposição (CHARMANTIER, 1998; SHORT, 2004).

Vários estudos também têm demonstrado as causas dos efeitos tóxicos decorrentes da presença antrópica e de fatores naturais sobre o equilíbrio osmótico, o que pode levar a redução e até mesmo a inibição da capacidade dos crustáceos de realizar seu processo osmótico, provocando, assim, altas taxas de mortalidade de acordo com a eficácia da espécie em se osmorregular e o tempo de exposição do animal a tal estresse (INMAN; LOCKWOOD, 1977; TARAZONA et al., 1987; LIN et al., 1993).

Dessa forma, o presente manuscrito tem como objetivo explorar os processos osmorregulatórios de camarões palemonídeos e peneídeos, visualizando um padrão na capacidade osmorregulatória em ambas as famílias e, em particular, tratar de assuntos pertinentes aos efeitos no ciclo ontogenético e o efeito ocasionado pelo nitrato na hemolinfa de crustáceos.

## Desenvolvimento

### Osmorregulação: Palemonídeos versus Peneídeos

A invasão da água doce ocorreu repetidamente ao longo dos anos (LEE; BELL, 1999). A adaptação provocada nessa transição foi encontrada em traços osmorregulatórios que permitem aos organismos sobreviverem em ambientes aquáticos, onde há menor concentração de íons no ambiente externo do que nos fluidos corporais dos animais (LEE; BELL, 1999).

Em organismos como crustáceos, a habilidade de sobreviver em vários ambientes e com diferentes concentrações osmóticas está relacionada com a capacidade de regular o fluido extracelular. Portanto, crustáceos de ambientes marinhos apresentam baixo gasto energético na regulação da osmolalidade de seu fluido, por apresentar isosmoticidade em relação ao meio em que se encontram (CROGHAN, 1976). Entretanto, crustáceos de água doce são hiposmóticos ao meio e estão à mercê dos movimentos passivos de entrada corpórea de água e perda de sais (MANTEL; FARMER, 1983).

A maioria dos peneídeos são fortes osmorreguladores (CHARMANTIER-DAURES et al., 1988) por possuírem mecanismos para regular a concentração de seu fluido corporal em ambientes com altas flutuações de salinidade (LIN et al. 1993). Muitos estudos sobre o efeito da salinidade nas propriedades osmóticas e iônicas foram realizados (CASTELA; LAWRENCE, 1981; LIGNOT et al., 1998; SANG; FOTEDAR, 2004; GONG et al., 2008), comprovando que cada espécie de camarão peneídeo apresenta uma determinada tolerância à diferentes salinidades. Mas parece ser um padrão para os peneídeos se hipo-osmorregular quando a salinidade do ambiente for acima do ponto isosmótico, e hiper-osmorregular quando a salinidade for inferior ao ponto isosmótico. Entretanto, quando expostos a poluentes, os peneídeos podem encontrar dificuldades no processo de se osmorregular (HUNTER, 1949; JONES, 1975). No estudo realizado por Lin et al. (1993) observou-se que a amônia prejudicou a capacidade de hipo e hiper-regulação em juvenis de *Penaeus japonicus*. No mesmo estudo foi observado que a capacidade hipo-osmótica em 36% de salinidade (1050 mosm kg<sup>-1</sup>) e hiper-osmótica em 15% de salinidade (450 mosm kg<sup>-1</sup>) diminuiu acentuadamente com o aumento da amônia no ambiente, demonstrando que a capacidade osmótica é extremamente sensível ao efeito tóxico.

Os camarões palemonídeos tiveram sucesso ao saírem do ambiente ancestral marinho para habitar ambientes de água doce (JALIHALL et al., 1993), mas trabalhos realizados sobre a osmorregulação em camarões de água doce, demonstram uma forte capacidade de hiper-osmorregulação em água doce e em baixas salinidades, perdendo essa capacidade em ambientes de alta salinidade (CASTELA; LAWRENCE, 1981; MOREIRA et al., 1983; FREIRE et al., 2003). A maioria dos decápodos de água doce se tornam hipoconformadores em água com alta concentração de sal (MOREIRA et al., 1983; WILDER et al., 1998; SIGNORET; BRAILOVSKY, 2004), enquanto alguns camarões do gênero *Macrobrachium*, como *M. equidens* e *M. olfersii* são exceções por possuírem a capacidade de hipo-osmorregular em altas salinidades (DENNE, 1968; MOREIRA et al., 1983; FREIRE et

al., 2003). Para tal afirmação, o tempo de exposição deve ser considerado, uma vez que a avaliação da participação do mecanismo de redução de permeabilidade nem sempre é evidente. Estudos também demonstraram que a alteração osmótica tem como base a mudança nos teores de Na / K na hemolinfa (CASTELA; LAWRENCE, 1981).

Portanto, o que parece é que o sucesso da conquista do ambiente dulcícola e a não necessidade de hiporregulação, levou à perda dessa capacidade na maioria dos paleonídeos.

### Ação do nitrito sobre a oxihemocianina

Os compostos nitrogenados aparecem sob três formas no ambiente aquático. O nitrato é a principal forma de nitrogênio encontrada nas águas e, quando em elevadas concentrações, pode conduzir a um processo de produção primária exagerada, denominada eutrofização. O nitrogênio amoniacal (amônia) é uma substância tóxica não persistente e não acumulativa e que, em concentrações baixas, não causa nenhum dano fisiológico aos animais. O nitrito, que é uma forma química do nitrogênio, normalmente encontrada em quantidades diminutas nas águas superficiais, e é instável na presença do oxigênio. Sua presença indica processos biológicos ativos, influenciados por poluição orgânica (GORSEL; JENSEN, 1999). As concentrações desses compostos nitrogenados nas águas superficiais contribuem para a degradação dos ecossistemas aquáticos. Consequentemente, os organismos aquáticos sofrem os efeitos tóxicos desse processo de eutrofização (SMITH et al., 1999; HOWARTH et al., 2000).

O nitrito é o composto intermediário na nitrificação bacteriana de amônia a nitrato, podendo apresentar alta toxicidade, dependendo de sua concentração no meio e do estágio de desenvolvimento do organismo (MIRANDA-FILHO et al., 1995). Conhecido por se difundir na hemolinfa (CHENG et al., 2002) de crustáceos, o nitrito provoca uma elevação do  $O_2$  livre e um decréscimo de  $O_2$  ligado a hemocianina (oxi-hemocianina) (CHEN; CHENG, 1996; CHENG et al., 2002). O mesmo efeito foi observado em *P. enaeus japonicus* (CHEN; CHENG, 1995), *Penaeus monodon* (CHENG; CHEN, 1999) e em *Macrobrachium rosenbergii* (CHEN; LEE, 1997). Segundo Needham (1961; ARMSTRONG et al., 1976), a hemocianina é menos afetada pelo nitrito que a hemoglobina.

A hemocianina é uma proteína que tem como função o transporte de oxigênio na hemolinfa de crustáceos (DEEN; HOVING, 1977), se ligando a molécula de dioxigênio por meio do sítio ativo binuclear de Cobre (BROWN et al., 1980), representando em oxihemocianina a transferência de um elétron de cada cobre cuproso de desoxihemocianina ao dioxigênio limite (BROWN et al., 1980). Portanto, a cor azul da proteína é oriunda da presença do dioxigênio, enquanto a desoxihemocianina possui proteína incolor (BUBACCO et al., 1995). Chen e Cheng (1995) observaram no estudo da alteração no nível de oxihemocianina em *P. enaeus japonicus* exposto a nitrito, que no tratamento controle a oxihemocianina constituía 84,6% da proteína total na hemolinfa. No entanto, a proporção de oxihemocianina diminuiu significativamente para 72,4% em animais expostos a 5,12 mg/L de nitrito após 24h. Camarões marinhos, quando expostos a ambientes com nitrito, incorporam o composto na hemolinfa, reduzindo o

nível da oxihemocianina e aumentando o nível da desoxihemocianina (CHENG; CHEN, 1999). *Astacus astacus* expostos ao nitrito por 48h apresentaram aumento deste composto na hemolinfa de 0,8mM até 10mM (JENSEN, 1990). *P. leniusculus* expostos por 24h apresentaram acúmulo de nitrito na hemolinfa de 1,0mM para 25mM (HARRIS; COLEY, 1991). Harris e Coley (1991) e Jensen (1996) relatam que o nitrito inibiu a captação de  $Cl^-$  na água doce para *Pacifastacus leniusculus* e *A. astacus*. Cheng e Chen (1998) afirmam que o nitrito é um inibidor competitivo na absorção de  $Cl^-$  e vice-versa. Estudo *in vitro* utilizando *Astacus leptodactylus* mostrou que a reação do nitrito com desoxihemocianina é 15 vezes maior do que com a oxi-hemocianina, e que produz metahemocianina em pH 5,7 (TAHON et al., 1988).

De acordo com Jensen (1995), duas vias são envolvidas no influxo de nitrito. Uma é que o íon de nitrito penetra pelo sistema de captação do cloreto pela brânquia. Então, a troca que está ligada ao  $Cl^-$  influxo e  $HCO_3^-$  efluxo ( $Cl^- / HCO_3^-$ ) regula o transporte de  $Cl^-$  na hemolinfa, bem como, o equilíbrio ácido-base (HENRY; WHEATLY, 1992). A outra via é por meio da entrada do nitrito nos organismos aquáticos através da difusão de ácido nitroso por ser solúvel em lipídios. Portanto, sua entrada nas brânquias ocorre por meio das células epiteliais (COLT; TCHOBANOGLIOUS, 1976).

As informações acima comprovam que o nitrito apresenta efeitos nas proteínas presentes na hemolinfa dos crustáceos quando submetidos à exposição natural ou induzida deste composto.

### Sensibilidade a compostos nitrogenados em diferentes estágios ontogenéticos

Resíduos nitrogenados em ambientes aquáticos naturais são cada vez mais enfocados dentro de uma visão global, podendo ser mais ou menos tóxicos decorrente da especificidade da espécie e o seu desenvolvimento ontogenético (ROMANO; ZENG, 2013). Além dos compostos nitrogenados presentes no ambiente, os crustáceos apresentam participação ativa com a excreção de amônia, correspondendo de 40% a 90% na concentração deste composto (PARRY, 1960). Já o nitrito, por se tratar de um produto intermediário da amônia durante a nitrificação, está presente involuntariamente em condições naturais (CHEN et al., 1989), o que pode causar retardo no crescimento e até a morte dos organismos aquáticos quando em elevada concentração (CHEN; CHEN, 1992). Portanto, o acúmulo de compostos nitrogenados em ambiente aquático tem sido uma das causas mais comuns de morte em crustáceos (TARAZONA et al., 1987).

Estudos em laboratórios têm revelado diferenças significativas nos padrões de osmorregulação (CHARMATIER; ANGER, 2011). Por exemplo, juvenis e adultos parecem apresentar mecanismos eficientes para se osmoregular por um determinado tempo quando expostos a poluentes, mas o mesmo parece não ocorrer na fase de pós-larvas, o que pode influir o mau funcionamento no processo fisiológico do organismo, decorrente do efeito tóxico (INMAN; LOCKWOOD, 1977). Dessa forma, o rompimento do equilíbrio osmótico e iônico normal é provocado após a exposição a poluentes como pesticidas e metais pesados, ou condições físico-químicas em crustáceos (YOUNG-LAI et al., 1991).

Um estudo realizado em diferentes fases de vida



da espécie *Homarus americanus*, observou que a maior tolerância à toxicidade aguda da amônia foi encontrada com aumento do desenvolvimento ontogenético após 96 horas de exposição, comprovando que a diminuição na capacidade de pós-larvas e adultos de hiper-regular em ambientes com baixa salinidade após a exposição à amônia é diferenciada pela fase de vida (YOUNG-LAI et al., 1991). Em *P. japonicus*, a tolerância à amônia aumentou com o desenvolvimento ontogenético, como observado por Peng et al. (1993). Em trabalhos com *P. monodon* e *Penaeus indicus* foi observado tolerância crescente da amônia com o aumento da fase de vida (JAYASANKAR; MUTHU, 1983; CHIN; CHEN, 1987). Alta suscetibilidade também foi relatada por Armstrong et al. (1976) e Rainbow (1990) para crustáceos em processo de muda submetidos a outras substâncias tóxicas. Essa maior suscetibilidade em animais jovens demonstra um padrão, indicando estar relacionada com a elevada permeabilidade da cutícula recém-formada, com aumento das atividades metabólicas e com a troca de hidrominerais no momento da muda (PENG et al., 1993).

Outros estudos também mostram que a capacidade de suportar maiores concentrações de nitrito está diretamente ligada ao aumento do desenvolvimento ontogenético. Jensen (1990) aponta que o nitrito pode afetar o equilíbrio ácido-base de *A. astacus* (JENSEN, 1990). Chen e Chin (1988) observaram que a resistência ao nitrito aumentou com o aumento da fase de vida de náuplio para pós-larva em *P. monodon*. Armstrong et al. (1976) relatam aumento na resistência ao nitrito com o aumento da fase ontogenética de *Penaeus indicus*, sendo de 10 mg/L a 23 mg/L nitrito para náuplios, de 20,43 mg/L nitrito para protozoos e de 33,87 mg/L nitrito para mysis. Catedral et al. (1977) relatam que os níveis de toxicidade de nitrito para *P. monodon* variou de acordo com os estágios larvais (Zóé – 5 mg/L de nitrito e Mysis 10 mg/L nitrito). Portanto, já é sabido que a presença do nitrito na hemocianina de crustáceos provoca menos danos do que em moléculas de hemoglobina de peixes (SMITH; RUSSO, 1975), mas apesar de vários estudos comprovarem a capacidade da hemocianina se ligar ao oxigênio na presença de nitrito (CONANT et al., 1933; NEEDHAM, 1961; WICKINS, 1976), isso pode afetar a muda de *Callinectes sapidus* e *M. rosenbergii* (ARMSTRONG et al., 1976; MANTHE et al., 1984).

Dessa forma, o desempenho osmorregulatório é, portanto, uma potencial ferramenta indicadora para detectar pressões fisiológicas, avaliando os efeitos de compostos contaminantes em que são submetidos os animais em ambientes naturais ou experimentais.

### Considerações finais

Considerando o sucesso na colonização de ambiente dulcícola, observa-se que a maioria dos palemonídeos não necessitaram mais hiporregulação, levando a perda dessa capacidade. Dessa forma, supõe-se um ancestral com capacidade hiporregulatória, uma vez que invertebrados marinhos são, parcimoniosamente, osmoconformadores. Considera-se também, que o nitrito apresenta efeitos nas proteínas presentes na hemolinfa dos crustáceos quando submetido à exposição natural ou induzidas destes compostos, e que a capacidade osmorregulatória é, portanto, variada de acordo como os

estágios ontogenéticos.

### Referências

- ARMSTRONG, D. A.; STEPHENSON, M. J.; KNIGHT, W. A. Acute toxicity of nitrite to larvae of the giant Malaysian prawn, *Macrobrachium rosenbergii*. **Aquaculture**, v. 9, p. 39-46, 1976.
- ARMSTRONG, D. A. et al. Toxicity of the insecticide methoxychlor to the Dungeness crab *Cancer magister*. **Marine Biology**, v. 38, p. 239-252, 1976.
- BAUER, R. T. **Remarkable Shrimps: Adaptations and Natural History of the Carideans**. Oklahoma University Press: Norman, 2004. 316p.
- BROWN, J. M. et al. Structural studies of the hemocyanin active site. I. Extended x-ray absorption fine structure (EXAFS) analysis **Journal of the American Chemical Society**, v. 103, p. 984-986, 1980.
- BUBACCO, L. et al. Structural characterization of mononuclear Cu(II) and its nitrite complex in the active site of *Carcinus maenas* hemocyanin. **Biochemistry**, v. 34, p. 1524-1533, 1995.
- CATEDRAL, F. F. et al. Effect of nitrite, ammonia and temperature on *P. monodon* larvae. **Research Report**, SEAFDEC, v. 1, n. 3, p. 9-12, 1977.
- CASTELA, F. L.; LAWRENCE A. L. The effect of salinity on the osmotic, sodium, and chloride concentrations in the hemolymph of the freshwater shrimps, *Macrobrachium ohione* Smith and *Macrobrachium rosenbergii* De Man. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 70, p. 47-52, 1981.
- CHARMANTIER, G. Ontogeny of osmoregulation in crustaceans: a review. **Invertebrate Reproduction & Development**, v.33, p.177-190, 1998.
- CHARMANTIER, G.; ANGER, K. Ontogeny of osmoregulatory patterns in the South American shrimp *Macrobrachium azonicum*: loss of hypo-osmoregulation in a land-locked population indicates phylogenetic separation from estuarine ancestors. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 396, p. 89-98, 2011.
- CHARMANTIER-DAURES, M. et al. Tolérance à la salinité et osmorégulation chez les post-larves de *Penaeus japonicus* et *P. chinensis*. Effet de la température. **Aquatic Living Resources**, v. 1, p. 267-276, 1988.
- CHEN, J. C.; CHEN, S. F. Effect of nitrite on growth and molting of *Penaeus monodon* juveniles. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 101, p. 453-458, 1992.
- CHENG, S. Y.; CHEN, J. C. Effects of nitrite exposure on the hemolymph electrolyte, respiratory protein and free

amino acid levels and water content of *Penaeus japonicas*. **Aquatic Toxicology**, v. 44, p. 129-139, 1998.

CHENG, S. Y.; CHEN, J. C. Hemocyanin oxygen affinity, and the fractionation of oxyhemocyanin and deoxyhemocyanin for *Penaeus monodon* exposed to elevated nitrite. **Aquatic Toxicology**, v.45, n.1, p.35-46, 1999.

CHEN, J. C.; CHENG, S. Y. Changes of oxyhemocyanin and protein levels in the hemolymph of *Penaeus japonicas* exposed to ambient nitrite. **Aquatic Toxicology**, v.33, p.215-26, 1995.

CHEN, J. C.; CHENG, S. Y. Haemolymph osmolality, acid-base balance, and ammonia excretion of *Penaeus japonicas* exposed to ambient nitrite. **Archives of Environmental Contamination and Toxicology**, v.30, p.151-55, 1996.

CHEN, J. C.; CHIN, T. S. Acute toxicity of nitrite to Tiger Prawn, *Penaeus monodon*, Larvae. **Aquaculture**, v.69, p.253-262, 1988.

CHEN, J. C.; LEE, Y. Effects of nitrite exposure on acid-base balance, respiratory protein, and ion concentrations of giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii* at low pH. **Archives of Environmental Contamination and Toxicology**, v.33, p.290-297, 1997.

CHEN, J. C. et al. Highly-intensive culture study of tiger prawn *Penaeus monodon* in Taiwan. In: DE PANW, N. et al. **Aquaculture: a Biotechnology in Progress**. European Aquaculture Society, Bredene, Belgium, 1989, 377-382 p.

CHENG S. Y.; TSAI S. J.; CHEN J. C. O acúmulo de nitrato nos tecidos de *Penaeus monodon*, após a exposição de nitrato ambiente elevada após períodos de tempo diferentes. **Aquatic Toxicology**, v.56, p. 133-146, 2002.

CHIN, T. S.; CHEN, J. C. Acute toxicity of ammonia to larvae of the tiger prawn, *Penaeus monodon*. **Aquaculture**, v. 66, p. 247-253, 1987.

COLT, J.; TCHOBANOGLIOUS, G. Evaluation of short-term toxicity of nitrogenous compounds to channel catfish, *Punctatus iactlurus*. **Aquacultura**, v. 8, p. 209-224, 1976.

CONANT, J. B.; CHOW, B. F.; SCHOENBACH, E. B. The oxidation of haemocyanin. **The Journal Biological Chemistry**, v. 101, p. 463-473, 1933.

COSTA, R. C. **Biologia e distribuição ecológica das espécies de camarões Dendrobranchiata (Crustacea: Decapoda) na região de Ubatuba (SP)**. Botucatu, 2002. 186 f. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista.

CROGHAN, P. C. Ionic and osmotic regulation of aquatic animals. Em BLIGH, J.; CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L.; MACDONALD, A. G. **Environmental physiology of**

**animals**, John-Wiley-Halstead Press, New York, 1976, 53-59 p.

DEEN, H. V. D.; HOVING H. Nitrite and nitric oxide treatment of *Helix pomatia* Hemocuanin: Single and double oxidation of the active site. **Biochemistry**, v. 16, n. 16, 1977.

DENNE, L. B. Some aspects of osmotic and ionic regulation in the prawns *Macrobrachium australiense* (Holthius) and *M. equidens* (Dana). **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 26, p. 17-30, 1968.

FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). **The state of world fisheries and aquaculture 2008**. Roma: FAO Fisheries and Aquaculture Department, 2009. 176 p.

FREIRE, C. A. et al. Adaptive patterns of osmotic and ionic regulation, and the invasion of fresh water by the palaemonid shrimps. **Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology**, v. 136, p.771-778, 2003.

GONG. H. et al. A dietary modification approach to improve the osmoregulatory capacity of *Litopenaeus vannamei* cultured in the Arizona desert. **Aquaculture Nutrition**, v. 10, n. 4, p. 227-236, 2008.

GORSEL, M.; JENSEN, F. B. Nitrite uptake and HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> excretion in the intestine of the european flounder (*Platichthys fleus*). **The Journal of Experimental Biology**, v. 202, p. 2103-2110, 1999.

HOLTHUIS, L. B. Shrimps and prawns of the world: An annotated catalogue of species of interest to fisheries. FAO species catalogue. Vol. 1. **FAO Fisheries Synopsis**. 125. Roma: FAO, 1980. 151 p.

HUNTER, W. R. The poisoning of *Marinogammarus Marinus* by cupric sulphate and mercuric chloride. **The Journal of Experimental Biology**, v. 26, p. 113-124, 1949.

JALIHAI, D. R.; SANKOLLI, K. N.; SHENOY, S. Evolution of Larval Developmental Patterns and the Process of Fresh water ization in the Prawn Genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae). **Crustaceana**, v. 65, p. 365-376, 1993.

JONES, M. B. Synergistic effects of salinity, temperature and heavy metals on mortality and osmoregulation in marine and estuarine isopods (Crustacea). **Marine Biology**, v. 30, p. 13-20, 1975.

INMAN, C. B. E.; LOCKWOOD, A. P. M. Some effects of methylmercury and lindane on sodium regulation in the amphipod *Gammarus duebeni* during changes in the salinity of its medium. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 58, p. 67-75, 1977.

JALIHAI, D. R.; SANKOLLI, K. N.; SHENOY, S.

Evolution of Larval Developmental Patterns and the Process of Freshwaterization in the Prawn Genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae). **Crustaceana**, v. 65, p. 365-376, 1993.

JAYASANKAR, P.; MUTHU, M. S. Toxicity of ammonia to the larvae of *Penaeus indicus* H. Milne Edwards. **Indian Journal of Fisheries**, v.30, p.1-12, 1983.

JENSEN, F. B. Sublethal physiological changes in freshwater crayfish, *Astacus astacus*, exposed to nitrite; haemolymph and muscle tissue electrolyte status, and haemolymph acid-base balance and gas transport. **Aquatic Toxicology**, v. 18, p. 51-60, 1990.

JENSEN, F. B. Absorption and effects of nitrite and nitrate in animals. WALSH, P. J.; WRIGHT, P. **Metabolism and excretion of nitrogen**, CRC Press, Boca Raton, 1995, p. 289-303.

JENSEN, F. B. Captação, eliminação e efeitos de nitrito e nitrato em lagostins de água doce (*Astacus astacus*). **Aquatic Toxicology**, v. 34, p. 95-104, 1996.

HARRIS, R. R.; COLEY, S. O efeito do nitrito sobre a regulação de cloreto no lagostim *leniusculus Pacifastacus* Dana (Crustacea: Decapoda). **Journal of comparative physiology. B, Biochemical, systemic, and environmental physiology**, v. 161, p. 199-206, 1991.

HENRY, R. P.; WHEATLY, M. G. Interaction of respiration, ion regulation and acid-base balance in the daily lives of aquatic crustaceans. **American Zoologist**, v. 32, n. 3, p. 407-416, 1992.

HOWARTH, R. W. et al. Nutrient pollution of coastal rivers, bays, and seas. **Issues in Ecology**, v. 7, p. 1-15, 2000.

LEE, C. E.; BELL, M. A. Causes and consequences of recent freshwater invasions by saltwater animals. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 14, p. 284-288, 1999.

LIGNOT, J. H.; PANNIER, F.; TRILLES, J. P.; CHARMANTIER, G. Effects of tributyltin oxide on survival and osmoregulation of the shrimp *penaeus-japonicus* (crustacea, decapoda). **Aquatic Toxicology**, v. 41, n. 4, p. 277-299, 1998.

LIN, H. P. et al. Effects of ammonia on survival and osmoregulation of various development stages of the shrimp *Penaeus japonicus*. **Marine Biology**, v. 117, p. 591-598, 1993.

LOPES, D. L. A. et al. Avaliação da performance reprodutiva de fêmeas selvagens do camarão rosa *Farfantepenaeus brasiliensis* (Crustacea: Decapoda) em laboratório. **Atlântica**, v. 32, p. 177-182, 2010.

MANTEL, L. H.; FARMER, L. L. Osmotic and ionic regulation. Em BLISS, D. E.: *The Biology of Crustacea*, Volume 5: **Internal Anatomy and Physiological**

**Regulation**, Academic Press, New York, 1983, p.53-159.

MANTHE, D. P.; MALONE, R. F.; KUMAR, S. Limiting factors associated with nitrification in closed blue crab shedding systems. **Aquacultural Engineering**, v. 3, p. 119-140, 1984.

MIRANDA FILHO, K.; WASIELESKY JUNIOR, W. B.; MAÇADA, A. Efeito da amônia e nitrito no crescimento da tainha *Mugil platanus* (Pisces, Mugilidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 55, n. 1, p. 45-50, 1995.

MOREIRA, G. S. et al. Osmoregulation and respiratory metabolism in Brazilian *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae). **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 74, p. 57-62, 1983.

NEEDHAM, A. E. The problem of "Methaemocyanin". **Nature**, v. 189, p. 306-307, 1961.

PARRY, G. Excretion. In: Waterman, T. H. (ed.) **The physiology of Crustacea**. Vol. 1. Metabolism and growth. Academic Press, New York, 1960, p. 341-366.

PENG, H. L. et al. Effects of ammonia on survival and osmoregulation of various development stages of the shrimp *Penaeus japonicus*. **Marine biology**, v. 117, p.591-598, 1993.

PÉQUEUX, A. Osmotic regulation in crustaceans. **Journal of Crustacean Biology**, v. 15, p. 1-60, 1995.

PÉREZ-RAMÍREZ, M.; LLUCH-COTA, S. Fisheries certification in latin America: recent issues and perspectives. **Interciência**, v. 35, p. 855-861, 2010.

RAINBOW, P. S. Heavy metal levels in marine invertebrates. In: FURNESS, R. W., RAINBOW, P. S. **Heavy metals in the marine environment**. CRC Press, Boca Raton, Florida, 1990, p.67-79.

ROMANO, N.; ZENG, C. Toxic Effects of Ammonia, Nitrite, and Nitrate to Decapod Crustaceans: A Review on Factors Influencing their Toxicity, Physiological Consequences, and Coping Mechanisms. **Reviews in Fisheries Science**, v. 21, p. 1-21, 2013.

SANG, H. M.; FOTEDAR, R. Growth, survival, haemolymphosmolality and organosomatic indices of the western king prawn (*Penaeus latisulcatus* Kishinouye, 1986) reared at different salinities. **Aquaculture**, v. 234, p. 601-614, 2004.

SOUZA, R. G. C.; FLORENTINO, A. C.; PIÑEYRO, J. I. G. Inovação de artefatos e caracterização da pesca do camarão *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) na comunidade São Sebastião da Brasília - Parintins/AM. **Biota Amazônia**, v. 4, n. 3, p. 83-87, 2014.

SIGNORET, G.; BRAILOVSKY, D. Adaptive responses to osmotic *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann)

and *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus) (Decapoda, Palaemonidae) Gulf South. **Crustaceana**, v.77, p.455-465, 2004.

SMITH, C. E.; RUSSO, R. C. Nitrite-induced methemoglobinemia in rainbow trout. **The Progressive Fish-Culturist**, v. 37, n. 3, p. 150-152, 1975.

SMITH, V. H.; TILMAN G. D.; NEKOLA J. C. Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. **Environmental Pollution**, v.100, p.179-196, 1999.

SHORT J. W. A revision of Australian river prawns, *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). **Hydrobiologia**, v. 525, p. 1-100, 2004.

TAHON, J. P. et al. The reaction of nitrite with the haemocyanin of *Astacus leptodactylus*. **Biochemical Journal**, v. 249, p. 891-896, 1988.

TARAZONA, J. V. et al. Fish mortality due to acute ammonia exposure. **Aquaculture Research**, v. 18, p. 167-172, 1987.

YOUNG-LAI, W. W.; CHARMANTIER-DAURES, M.; CHARMANTIER, G. Effect of ammonia on survival and osmoregulation in different life stages of the lobster *Homarus americanus*. **Marine Biology**, v. 110, p. 293-300, 1991.

WICKINS, J. F. The tolerance of warm-water prawns to recirculated water. **Aquaculture**, v. 9, p. 19-37, 1976.

WILDER, M. N. et al. Changes in osmotic and ionic concentrations in the hemolymph of *Macrobrachium rosenberg* exposed to varying salinities and correlation to ionic and crystalline composition of the cuticle. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 119, n. 4, p. 941-950, 1998.

Recebido em: 02/06/2014

Aceito em: 17/12/2014